

DOI: 10.5846/stxb201808021646

包小婷, 丁陆彬, 姚帅臣, 王景升, 石培礼, 王彤, 李超, 刘文婧. 拉萨河流域植物群落数量分类与排序. 生态学报, 2019, 39(3): - .

Bao X T, Ding L B, Yao S C, Wang J S, Shi P L, Wang T, Li C, Liu W J. Quantitative classification and ordination of grassland communities on the Lhasa River Basin. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): - .

拉萨河流域植物群落数量分类与排序

包小婷¹, 丁陆彬², 姚帅臣¹, 王景升^{2,*}, 石培礼², 王彤², 李超², 刘文婧¹

¹ 中国人民大学环境学院, 北京 100872

² 中国科学院地理科学与资源研究所生态网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

摘要: 青藏高原植物群落空间分异格局是异质生境条件下物种性状、种间相互作用等生态学过程共同作用的结果, 对其分析有助于深入理解群落形成与环境因子之间的关系。基于拉萨河流域自然植被样带调查, 采用双向指示种分析 (TWINSPAN) 和典范对应分析 (CCA) 等方法, 探讨了群落的结构组成及影响其结构分异的主导环境因子。结果表明: (1) TWINSPAN 数量分类将拉萨河流域草地系统划分成 12 个群系类型, 即圆叶合头菊+唐古拉翠雀花群系; 紫花针茅群系; 青藏臺草群系; 雪层杜鹃+鲜卑花—西藏嵩草群系; 高山嵩草群系; 小叶金露梅群系; 硬叶柳+杯腺柳群系; 水栒子+拱枝绣线菊—高山嵩草群系; 绢毛蔷薇—冷蒿+白草群系; 大果圆柏—垂穗披碱草群系; 铺地柏—藏橐吾+高原荨麻群系; 醉鱼草+砂生槐群系。12 种群系类型包含了较多的植被类型, 包括高寒灌丛草甸、高寒灌丛草原、稀树草原、高寒草甸和高寒草原等。(2) CCA 排序表明: 影响拉萨河流域植物群系分布的主要环境因子是年均温度、海拔和经度和纬度, 其次是年均降雨量。(3) TWINSPAN 分类与 CCA 排序结合反映了群系分布格局变异与环境因子之间的关系, 可为拉萨河流域草地的保护和可持续利用, 以及相关的植被群落研究提供参考。

关键词: 拉萨河流域; 数量分类; 排序; 植物群落; 植被—环境关系

Quantitative classification and ordination of grassland communities on the Lhasa River Basin

BAO Xiaoting¹, DING Lubin², YAO Shuaichen¹, WANG Jingsheng^{2,*}, SHI Peili², WANG Tong², LI Chao², LIU Wenjing¹

¹ School of Environment and Natural Resources Renmin University of China, Beijing 100872, China

² Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: To predict the influences of environmental change on the composition of communities, it is indispensable to also understand the regional drivers underlying the structuring of these communities. The goal of this study was to investigate the natural vegetation in the Lhasa River Basin of Qinghai—Tibet Plateau, and TWINSPAN and Canonical Correspondence Analysis (CCA) were used to explore the relationship between the community composition and the dominant environmental factors. The TWINSPAN quantitative classification divides the vegetation surveyed into 12 formation types. The 12 formation types include several vegetation types, including alpine shrub meadows, alpine shrubs, sparse grassland, alpine meadows, and alpine grasslands. The environmental factors explained a total of 20.4% of the community distribution variation, in which the average annual temperature of climatic factors, the altitude, and the latitude of spatial factors had a larger interpretation rate for the community distribution variation than did the topographic factors, such as slope and slope position. However, the average annual rainfall had no prominent impact on the change in community composition. The comprehensive

基金项目: 十三五国家重点研发计划 (2016YFC0502006); 西藏自治区重点科技计划项目 (Z2016C01G01/08-004; Z2016C01G01/03)

收稿日期: 2018-08-02; **修订日期:** 2018-12-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangjsh@igsnrr.ac.cn

analysis of spatial variation in the vegetation community could help us to understand the relationships between community formation and environmental factors.

Key Words: Lhasa River Basin; quantitative classification; ordination; plant community; vegetation—environment relationship

植被分类是植被研究的重要组成部分,亦是植被研究中最复杂的问题之一^[1]。随着植物分类学的发展,相继有学者依据检索表、演替关系、优势度、特征种进行分类。但是上述方法大多带有不同程度的主观性,即不同的人针对同一地点的植被进行分类,可能会产生不同的分类结果。为了避免这种现象,采用样地资料进行类型划分,对于任何人来说只要按照规定的方式进行,都会得到准确一致的结果,这就是数量分类^[1]。数量分类中采用数学方法^[2],把分类学的研究从定性的描述提高到定量的综合分析,对生物分类学的发展具有重要的意义^[3]。数量分析方法是自然分类的重要手段,也是研究植物群落生态关系的重要方法^[4],可以深刻地揭示植物种、植物群落与生境因子之间的生态关系,是研究群落分类与排序的重要途径^[5]。因此对某一区域的植被进行数量分类与排序,能够更准确地了解该区域植物群落结构特征和分布格局及其与环境梯度的相关性。全球不同的生态学流派基于对植被的组成、结构和外貌认识的差异,发展了不同的植被群落分类方法和技术^[6]。群落的分类方法中,双向指示种分析(two-way indicators species analysis, TWINSpan)自 20 世纪 80 年代以来一直在群落分类中占据主导地位,多元回归树(multivariate regression tree, MRT)在最近几年的研究中被较多的使用^[7-8]。与数量分类方法确定群落的间断分布相比,数量排序方法能揭示群落分布的连续关系,定量地确定植物群落的分布格局及组成变化与生境因子的生态关系。数量排序的方法很多,目前最为常用的有除趋势对应分析(Detrended Canonical Correspondence, DCC)、典范对应分析(Canonical Correspondence Analysis, CCA)、除趋势典范对应分析(Detrended Canonical Correspondence Analysis, DCCA)等。

青藏高原地处世界屋脊,是我国乃至东亚重要的生态安全屏障区,作为世界第三极,独特的气候条件发育了丰富多样的群落类型。拉萨河流域属于藏南及喜马拉雅中段生态安全屏障区中的雅鲁藏布江中游宽谷土地沙化和水土流失控制及经济重点发展亚区,具有重要的生态功能和独特的生物区系^[9-10]。作为高山陆地生态系统的重要组成部分,拉萨河河岸区域是生物种群和环境因子相互作用的潜在敏感区域。然而,随全球气候变化和人类活动加剧,近年来该区域面临局部地区草地退化,水土流失等生态问题^[11-12]。以往的青藏高原植被研究主要集中在生物量、生产力、多样性等方面^[13-15],而陆地生态系统植被分类方面的研究多局限于草地系统,沙地植被系统分类文献很少。拉琼等^[16]、杨小林等^[17]、张燕杰等^[18]和姚帅臣等^[19]分别对雅鲁藏布江河岸植物丰富度与环境的关系、拉萨半干旱河谷地区的植被数量、拉萨河谷植物群落以及拉萨河谷草地群落进行了分类研究,但研究区仅限于拉萨周边地区,并未涉及整个流域和源头地区。

作为西藏人口重要聚居区的拉萨河流域,有哪些重要植被群落类型,其分布有何特征,哪些环境因子影响植物群落的分布格局?等等诸多问题需要科学解答,因此本文运用 TWINSpan、CCA 分类与排序方法对拉萨河流域群落分布格局及其与环境关系进行了分析,判断气候、地形和空间因子对流域内高寒草地植物群落分布和变异的影响,并探讨群落分异的主要机制,对拉萨河流域植被恢复和重建、土地沙化治理和生态服务功能提升具有重要的参考意义。

1 研究区概况

拉萨河流域位于 90°05'—93°20'E、29°20'—31°15'N 之间,总体东北—西南流向,见图 1。按河谷形态划分为 3 段:从源头彭措至桑曲汇合口为上游,河源地带海拔约 5500 m;桑曲汇合口至雪绒藏布汇合口为中游;雪绒藏布汇合口至雅鲁藏布江汇合口为下游,至拉萨城区一带海拔降至 3650 m 左右。拉萨河干流全长 551 km,流域面积为 32875 km²,径流量为 106.77 m³×10⁸ m³,总落差 1620 m。受东部的米拉山等地形因素的影

响,印度洋的暖湿气流很难进入拉萨河流域,因此,拉萨河流域在气候上主要属高原季风温带—寒温带半干旱气候区,降水主要集中在 6—9 月份,年降水量 300—500 mm,平均日照时数 3065 h,风大且持续时间长,大风季节从每年的 11 月到次年的 4 月。植被类型以高寒灌丛草原、高寒灌丛草甸、高寒草原和高寒草甸为主,并有明显的垂直变化^[20]。土壤类型主要发育着高寒草甸土、高寒草原土。

受气候条件的影响和制约,流域内自然分布的乔木只有大果圆柏(*Sabina tibetica*)、白桦(*Betula platyphylla*)等几种,灌丛树种以拉萨小檗(*Berberis hemsleyana*)、鲜卑花(*Sibiraea laevigata*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、锦鸡儿(*Caragana Spp.*)和杜鹃(*Rhododendron Spp.*)等为常见种。流域内绝大部分土地面积上分布着草地生态群落,以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、青藏薹草(*Carex moorcroftii*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)等为优势种群,总盖度在 15%—80%之间。

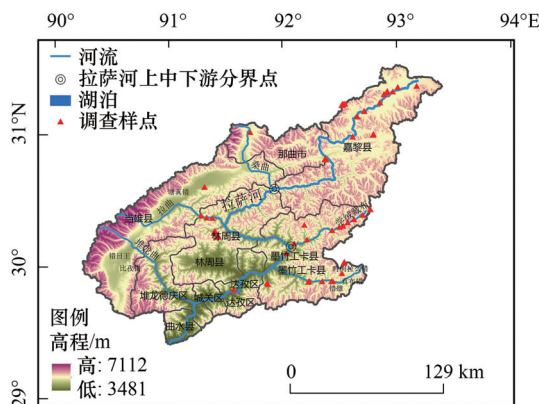


图 1 研究区域及调查样点分布

Fig.1 Study area and distribution of sampling sites

2 研究方法

2.1 群落调查

野外调查于 2017 年 9 月完成,采用判断抽样法(Selective sampling),选择代表性样地,综合考虑距离(一般为 10 km)、群落结构的变化、海拔、样线距河流的距离等。用观察法描述样地基本概况,使用 GPS 测定样地位置信息,罗盘测定坡度、坡向等地形特征。每个样地内采用嵌套样方进行植被物种和群落结构数据采集,共获取 89 个样地信息。样地规格为 20 m×30 m,每个样地内设 5 m×5 m 灌木样方 3 个,1 m×1 m 草本样方 5 个,若样地以灌木为建群种,则在灌木样方内随机设置草本样方。每个样方设置时尽可能考虑生境相对较为均匀和自然,避开极端小生境,如人为活动干扰严重、遭受地质灾害的地方,并保证各样方基本能代表每个海拔段内最典型、最常见的自然植被类型。详细记录样方内植物的名称、平均高度、分盖度、株丛数以及样方的总盖度等。绝大多数植物物种现场鉴定,无法识别物种则进行标本取样,带回实验室请专家鉴定。

2.2 数据源及处理

为描述物种在群落中的功能地位,应用重要值(Important value, *IV*),作为各物种在群落中的优势度指标。计算公式如下:

$$IV = (\text{相对高度} + \text{相对盖度}) / 2$$

根据联名法对群落(群丛)进行分类和命名,将各个层中的建群种或优势种的学名按顺序排列,不同层之间的优势种用“—”连接,同一层中有共优种则用“+”连接。

各样地的气象数据是以 WorldClim 数据库(<http://www.worldclim.org>)和中国国家气象信息中心(<http://www.nmic.gov.cn>)多年观测数据为基础,采用 Kriging 插值法生成。

利用 TWINSpan 进行群落分类,采用 DCA 方法探索数据集原始变异情况,确定的第一排序轴的长度为

11.2203,因此确定应用基于单峰模型的 CCA 方法进行排序,描述物种组成和环境变量之间的关系,同时确定对物种组成有显著解释力的环境因子。TWINSpan 分类通过 WinTWINS 软件完成,其它统计分析通过 R 语言完成,DCA、CCA、蒙特卡洛检验和向前选择均采用 vegan 程序包^[21]中实现。

3 结果与分析

3.1 群落群系特征

89 个样地中,由于一个样地的环境信息取样不全,最终选取 88 个样地。对这 88 个样地和物种重要值矩阵进行 TWINSpan 等级分类,采用 5 级分类的结果,并结合样地内实际的生态现状,以优势种原则划分群系和命名,参照《中国植被》分类系统的命名方法,最终把 88 个样地划分成 12 个主要的群系,见图 2。将 TWINSpan 分类结果描述如下:

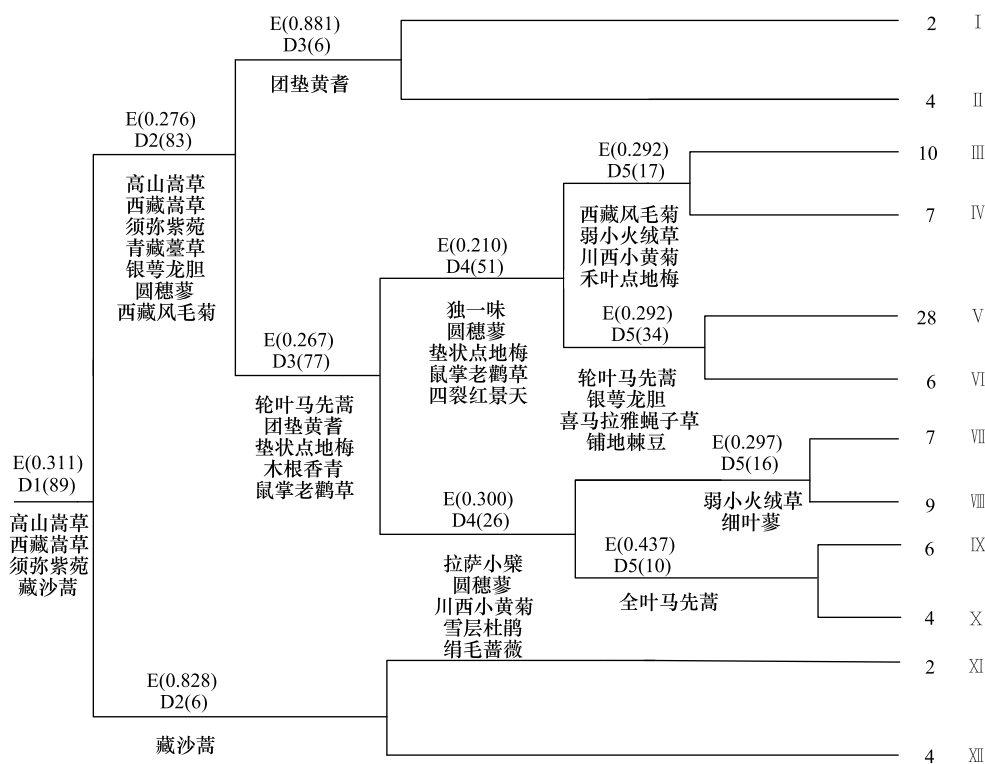


图 2 样地 TWINSpan 分类树状图

Fig.2 Dendrogram illustrating the presence of twelve vegetation groups using TWINSpan analysis of 88 sample plots in the study area

E 代表特征值, D 代表样地数量, 罗马数字代表群丛类型

I: 圆叶合头菊+唐古拉翠雀花群系 (Form. *Synclathium orbiculariforme*+*Delphinium tangkulaense*)。伴生种为雪兔子 (*Saussurea gossypiphora*), 矮羊茅 (*Festuca coelestis*), 异鳞红景天 (*Rhodiola smithii*) 等。群落分布区域狭窄, 海拔范围 5434—5520 m, 生境主要为阴坡, 半阴坡, 坡度为 16—25° 的高原苔原冻土地区。样地内植被稀疏, 平均盖度 8.5%—10.2%。

II: 紫花针茅群系 (Form. *Stipa purpurea*)。次优种为冷地早熟禾 (*Poa crymophila*), 伴生种为: 青藏嵩草, 纤杆蒿 (*Artemisia demissa*), 西藏三毛草 (*Trisetum tibeticum*) 等。主要分布在桑曲, 海拔 4591—4702 m, 坡度为 0—8°, 阴坡和阳坡均有分布, 样地平均盖度为 14.2%—40%。

III: 青藏嵩草群系 (Form. *Carex moorcroftii*)。次优种一般为高山嵩草, 伴生种为: 垫状雪灵芝 (*Arenaria pulvinata*), 禾叶风毛菊 (*Saussurea graminea*), 圆穗蓼 (*Polygonum macrophyllum*), 西藏嵩草 (*Kobresia tibetica*) 等。该群系分布范围较广, 墨竹曲、色荣藏布、澎措等均有分布, 生于海拔 5103—5368 m, 坡度 0—20° 的生境。

坡向对物种分布无明显影响。群落盖度较大,为 41.4%—88%。

IV:雪层杜鹃+鲜卑花—西藏嵩草群系(Form. *Rhododendron nivale*+*Sibiraea laevigata*—*Kobresia tibetica*)。次优种为拉萨小檗(*Berberis hemsleyana*)、圆穗蓼等。此种群系建群种较多,结构复杂。伴生种为:小叶金露梅(*Potentilla parvifolia*),须弥紫菀(*Aster himalaicus*)等。生境特征为海拔 4726—5147 m,主要位于阴坡半阴坡,坡度为 0—20°。群落盖度为 68.7%—90%。

V:高山嵩草群系(Form. *Kobresia pygmaea*)。此种群落属于高山草甸植被类型的一种,分布范围很广,各子流域均有分布。主要分布在海拔 4296—5023 m 范围的阳坡、半阳坡以及平地上,坡度范围 0—25°。群落盖度相差较大,范围为 37%—97%。

VI:小叶金露梅群系(Form. *Potentilla parvifolia*)。次优势层的优势种为高山嵩草和草玉梅(*Potentilla parvifolia*)等。伴生种为:垂穗披碱草(*Elymus nutans*),掌叶大黄(*Rheum palmatum*)等。主要分布在拉萨河流域中游地区,海拔 4245—5020 m,阳坡、半阳坡以及平地均有分布,坡度范围 0—36°,群落盖度为 50%—84%。

VII:硬叶柳+杯腺柳群系(Form. *Salix sclerophylla*+*Salix cupularis*)。次优种为青藏薹草、圆穗蓼、细叶蓼。伴生种:团垫黄耆(*Astragalus arnoldii*),高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)等。分布范围较为狭窄,海拔范围 4431—4744 m,主要分布在阴坡,偶见半阴坡及阳坡,坡度 0—40°。群落盖度 72%—95%。

VIII:水栒子+拱枝绣线菊—高山嵩草群系(Form. *Cotoneaster multiflorus*+*Spiraea arcuate*—*Kobresia pygmaea*)。次优种为火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)等。伴生种:小叶金露梅,轮叶马先蒿(*Pedicularis verticillata*)等。分布范围较宽,在拉萨河中游及下游的墨竹曲均有分布。分布的生境条件较为狭窄,海拔范围 4078—4676 m,分布的最高海拔 4980 m;主要位于阴坡半阴坡,多见于平坡,坡度 0—28°。群落生境条件良好,群落平均盖度高达 79%—90%。

IX:绢毛蔷薇—冷蒿+白草群系(Form. *Rosa sericea*—*Artemisia frigida*+*Pennisetum centrasiatricum*)。伴生种为:拉萨小檗、铺地柏(*Sabina procumbens*),杯腺柳,高山锦鸡儿,钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)等。在甲玛沟和雪绒藏布均有分布。分布在海拔较低的 3922—4311 m 区域,阴坡和阳坡均有分布,坡度 7—32°,样地平均盖度为 43%—90%。

X:大果圆柏—垂穗披碱草群系(Form. *Sabina tibetica*—*Elymus nutans*)。伴生种为密花毛果草、裂叶独活、藏布红景天、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)等。分布于那曲—嘉黎段的色荣藏布流域,生境海拔 4142—4540 m,阳坡,坡度为 18—26°,群落盖度 55%—66%。建群种为大果圆柏,郁闭度 10%—40%;草本稀疏,盖度 5%—16%。

XI:铺地柏—藏橐吾+高原荨麻群系(Form. *Sabina procumbens*—*Ligularia rumicifolia*+*Urtica hyperborea*)。伴生种为高原委陵菜(*Potentilla pamiroalaica*),拱枝绣线菊,尖苞薹草(*Carex microglochin*),拉萨小檗等。此种群落类型较少,分布于海拔 4400 m 的阳坡中部,坡度 10—22°的生境。平均盖度 72%。

XII:醉鱼草+砂生槐群系(Form. *Buddleja lindleyana*+*Sophora moorcroftiana*)。次优种为紫花针茅等。伴生种为倒提壶(*Cynoglossum amabile*)、黑穗画眉草(*Eragrostis nigra*),青海苜蓿(*Medicago archiducis*—*nicolai*)、藏沙蒿(*Artemisia wellbyi*)等。此类型主要分布于墨竹曲,生境海拔 3700—4700 m,阳坡和阴坡均有分布,盖度 17%—95%。

12 个群系类型中,高山嵩草群系包含了最多的样地,占调查样地数量的 31.8%;西藏嵩草群系占比 8%;青藏薹草群系占比 11.4%。上述三种群系类型占了总调查样地数的一半以上。另外,以低矮灌木为建群种的群系,如硬叶柳+杯腺柳群系、水栒子+拱枝绣线菊—高山嵩草群系、绢毛蔷薇—冷蒿+白草群系在四级分类上属于一类,它们在本文的分类中并未形成特别明显的界限,基本无单优种群落,因此在命名时采用共优种作为群系命名的准则。

3.2 群落群系格局与环境因子之间的关系

CCA 是一种基于单峰模型的多元分析方法,不需要物种分布符合特定的类型。其实质是把环境对群落

的影响进行“降维”分析,把多个环境因子的影响显示在二维数据轴上的过程。在进行 CCA 排序的时候,可以用蒙特卡洛置换检验(Monte Carlo permutation test)对环境因子与物种分布相关的显著性进行检验。经过 999 次置换循环,显著性(significance)为 0.001,说明可以接受 8 个环境因子对物种分布的解释量,但这是 8 个环境因子综合分析的结果,对于单个环境因子对物种分布影响的显著性可以从环境变量的预选中得出,见表 1。年均温、海拔、纬度、盖度、经度和年均降雨量对物种分布的影响显著($P_r < 0.05$),坡度和坡向对河岸区植被的影响不显著($P_r > 0.05$)。第一排序轴解释了物种分布变化的 4.8%,它主要反映了经度、盖度和年平均温的变化。第二排序轴主要反映了年平均温度、年平均降雨量、海拔和纬度梯度上的变化。实际上,通过 8 个环境因子对物种分布影响相关性的显著性的分析,相当于对环境因子进行向前选择(Forward selection),去除无关变量对排序轴的影响从而克服 CCA 方法中“弓形效应”的产生^[22]。

表 1 环境变量预选和排序轴相关分析

Table 1 The summary of forward selection and correlation analysis of ordination axis

环境因子 Environmental factor	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	决定系数 r^2 Coefficient of determination	相关性的显著性 P_r Significance of correlation
海拔 Altitude	0.05015	0.99874	0.6342	0.001
纬度 Latitude	0.33242	0.94313	0.5050	0.001
经度 Longitude	0.71673	0.69735	0.1036	0.009
年均温度 Annual average temperature	0.42452	0.90542	0.7012	0.001
年均降雨量 Annual average precipitation	0.01697	0.99986	0.0844	0.028
坡度 Slope	—	—	—	0.601
坡向 Aspect	—	—	—	0.838
盖度 Coverage	0.63214	0.77485	0.3012	0.001

为进一步探讨群落的分布格局与具体环境之间的关系,在剔除了无关变量坡度和坡向后,对 88 个样地的 6 个主要的环境因子进行排序,结果见图 3。CCA 排序图可以直观的反映环境因子的相互关系以及各环境因子与排序轴的关系。排序轴特征根反映的是相应的排序轴包含的影响物种分布信息量的大小,生成的 6 个排序轴的特征根分别为:0.6296、0.4969、0.3532、0.3119、0.2247、0.1483,约束性排序轴对物种分布变化的解释率为 20.43%。前两个排序轴特征根之和占总特征根的 42.54%,根据排序轴特征值的大小,我们选用了特征根最大的两个排序轴作为分析的对象。图 3 中箭头表示环境因子,箭头连线的长度代表着相应环境因子与研究对象相关程度的大小,越长代表其对所研究对象的分布影响越大。箭头连线与排序轴夹角余弦值代表其与排序轴的相关性大小。在 CCA 分析中,每个约束性排序轴所负荷的特征根的量与总特征根的比值表示每个轴所能解释的方差的变化量。

4 结论与讨论

经 TWINSpan 分类,拉萨河流域 32875 km² 范围内 88 块样地植被划分为 12 个主要群系,即圆叶合头菊+唐古拉翠雀花群系,紫花针茅群系,青藏臺草群系,雪层杜鹃+鲜卑花—西藏嵩草群系,高山嵩草群系,小叶金露梅群系,硬叶柳+杯腺柳群系,水枸杞+拱枝绣线菊—高山嵩草群系,绢毛蔷薇—冷蒿+白草群系,大果圆柏—垂穗披碱草群系,铺地柏—藏橐吾+高原荨麻群系,醉鱼草+砂生槐群系。CCA 排序结果表明,拉萨河流域群落分布主要受海拔、年均温度和经度影响。

本研究分类结果在一定程度上反映了生境条件的梯度变化,这反映了物种与环境之间的协同作用。但由于研究区域内局地特殊生境的存在,分类结果中存在特殊的群系类型,如大果圆柏—垂穗披碱草群系,其分类的结果反映在排序图中,表现为距离其它群系类型(或者群落类型)更远,反映出该群系较为特殊生境条件。此外,分类的结果在空间上表现为不连续性,一些在地理上相距较远的群落被分成了相同的群系,可能与流域内复杂的地形条件所形成的小气候有关。拉萨河流域灌丛植被占比较高,且灌木层的物种丰富度较大,物种

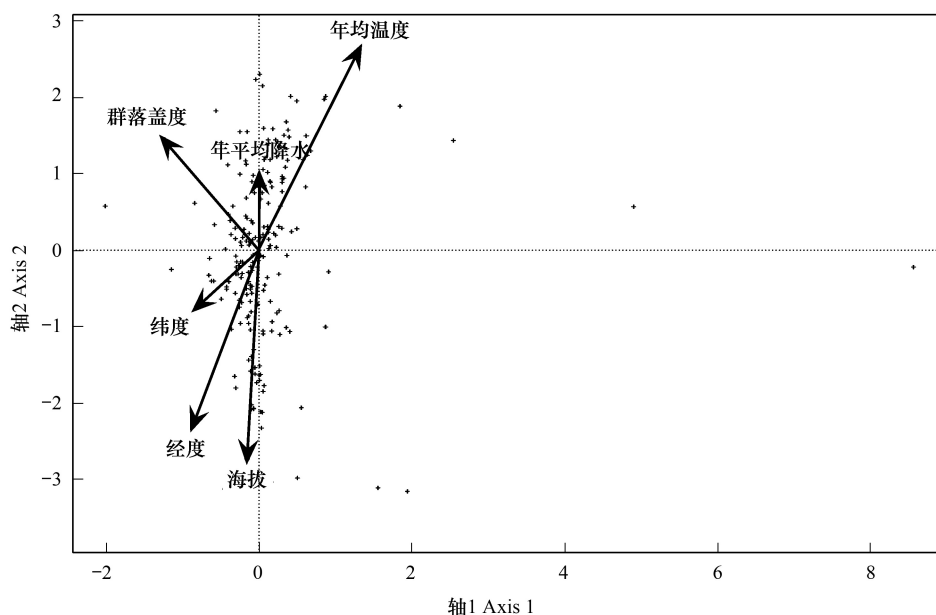


图 3 物种 CCA 排序

Fig.3 CCA analysis for all species in the plots

MAP:年平均降水 Annual average precipitation; Coverage: 群落盖度; X: 纬度 Latitude; Y: 经度 Longitude; MAT: 年均温度 Annual average temperature; Altitude: 海拔

多样性较丰富;在群系划分上,表现出更多的群系类型,反映了拉萨河流域比藏北高寒草地更为复杂的环境气候条件^[23]。

研究区地处青藏高原,海拔在很大程度上影响着温度,而随着经度的变化向高原腹地的深入,降水逐渐减少。因此,可以认为影响研究区群落分布的主要因素是水热条件。通常,影响植物群落分布格局的主要环境因素在不同空间尺度上是不同的^[24]。长期以来,生态学家们认为,群落的形成受到气候、地形、土壤因子的综合总用,但在区域等较大尺度上,影响群落类型分布的主导环境因子为气候条件(水热条件);在群落及景观尺度上,非地带性的环境因子(地形、土壤养分等)主导着群落的分布格局^[25-26]。与在同处高原的藏北高寒草原(植物群落主要受降水量和经度的影响,其次是温度^[27])进行的研究结果相比,本研究区群落分布主要受温度、海拔、经度和纬度的影响,其次是受降雨量因子的影响,这与桂东伟等^[28]在塔里木河流域的研究结果和其他一些学者的研究结果基本一致^[19,29]。姚帅臣等^[19]对小尺度区域的拉萨河谷草地群落的研究表明,草地群落物种组成和分布格局的主要环境因子是海拔和坡向,而本研究结果发现坡向(地形因子)对群落分布变异的解释不显著。这可能是因为研究对象和研究尺度的不同所致。在解释度方面,本文选取的对群落分布有显著影响的环境因子对群落分布变异的解释率较低,未能通过解释的变异为 79.5%。实际上,较低的环境解释度在群落分析中较为常见,同时存在于较大和较小尺度的研究区域^[30]。这主要受制于调查所采用的气候指标空间尺度较低,未能测定的环境因子的(土壤理化因子、地理隔离、群落所受干扰)^[28]、群落与环境的随机过程^[31],以及环境因子的空间尺度与群落构成不匹配等空间因素有关^[32]。

此外,由于研究区地形、气候较为复杂,生境条件差异较大。尽管样地选取遵循了主观取样原则,尽量选择人为干扰较少,具有区域代表性的植被,但通过空间插值方法得出的气候数据精度可能不够,如在本文中的降水数据受到局地小气候的影响较大,可能影响对群落分布格局的解释,未能通过解释的变异较大。虽然较低的环境解释度在群落格局的分析中较为常见^[33-34],但在以后的研究中应当加以重视。

综上,本文采用 TWINSpan 分类结合 CCA 排序的研究方法,对拉萨河流域草地的数量分析取得了较好的分类结果,并初步揭示了流域草地植物群落分布与环境因子的相互关系。可为拉萨河流域草地的保护和可持续利用,以及相关的植被群落研究提供理论依据。

致谢:在野外群落结构调查过程中,标本识别得到了中国科学院生态环境中心刘国华研究员、苏旭坤博士和柏林自由大学洪堡学者武建双博士的大力支持和帮助;审稿专家给出了宝贵的、中肯的意见和修改建议,在此深表感谢。

参考文献 (References):

- [1] 赵一. 植被分类系统与方法综述. 河北林果研究, 2010, 25(2): 152-156.
- [2] 张金屯. 历山自然保护区森林群落的典范主分量分析. 生物数学学报, 2005, 20(2): 213-218.
- [3] 李广水, 宋丁全. 植被数量分类的研究特点及发展趋势. 安徽农业科学, 2008, 36(4): 1707-1709.
- [4] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011.
- [5] 庾晓红, 李贤伟, 白降丽. 我国植被数量分析方法的研究概况和发展趋势. 生态学杂志, 2005, 24(4): 448-451.
- [6] Whittaker R H. Classification of Plant Communities. Dordrecht: Springer, 1978.
- [7] De'ath G. Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. Ecology, 2002, 83(4): 1105-1117.
- [8] 赖江山, 米湘成, 任海保, 马克平. 基于多元回归树的常绿阔叶林群丛数量分类——以古田山 24 公顷森林样地为例. 植物生态学报, 2010, 34(7): 761-769.
- [9] 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 张德铨. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设. 地理学报, 2012, 67(1): 3-12.
- [10] 李海东, 沈渭寿, 方颖, 燕守广, 张慧, 赵卫. 雅鲁藏布江中游河岸带几种主要沙生植物种群点格局分析. 植物生态学报, 2011, 35(8): 834-843.
- [11] 蔡晓布. 西藏“一江两河”地区土壤退化特征. 土壤肥料, 2003, (3): 4-7.
- [12] 张鹏, 格桑卓玛, 范建容, 陈阳, 尼玛占堆. 西藏“一江两河”地区土壤侵蚀现状及分布特征. 水土保持研究, 2017, 24(1): 49-53.
- [13] Li W H. An overview of ecological research conducted on the Qinghai-Tibetan Plateau. Journal of Resources and Ecology, 2017, 8(1): 1-4.
- [14] 罗黎明, 苗彦军, 武建双, 潘影, 土艳丽, 余成群, 赵延, 赵贵锋, 武俊喜. 拉萨河谷山地灌丛草地物种多样性随海拔升高的变化特征. 草业学报, 2014, 23(6): 320-326.
- [15] 罗黎明, 武建双, 余成群, 潘影, 苗彦军, 武俊喜, 明升平, 郭应杰. 拉萨河谷山地灌丛草地植物多样性监测方法的比较研究. 草业学报, 2016, 25(3): 22-31.
- [16] 拉琼, 扎西次仁, 朱卫东, 许敏, 钟扬. 雅鲁藏布江河岸植物物种丰富度分布格局及其环境解释. 生物多样性, 2014, 22(3): 337-347.
- [17] 杨小林, 赵垦田, 马和平, 禄树晖, 罗健. 拉萨半干旱河谷地带的植被数量生态研究. 林业科学, 2010, 46(10): 15-22.
- [18] 张燕杰, 崔玲玲, 庞有智, 刘杰, 拉多. 拉萨河谷植物群落分类与排序及物种丰富度与环境的关系. 生态学杂志, 2015, 34(12): 3289-3299.
- [19] 姚帅臣, 王景升, 丁陆彬, 包小婷, 李超, 王彤, 刘文婧, 李妍妍. 拉萨河谷草地群落数量分类与排序. 生态学报, 2018, 38(13): 4779-4788.
- [20] 李明森. 藏北高原草地资源合理利用. 自然资源学报, 2000, 15(4): 335-339.
- [21] Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. Journal of Vegetation Science, 2003, 14(6): 927-930.
- [22] Hill M O, Gauch H G Jr. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. Vegetatio, 1980, 42(1/3): 47-58.
- [23] 段敏杰, 高清竹, 郭亚奇, 万运帆, 李玉娥, 干珠扎布, 旦久罗布, 韦兰亭, 西饶卓玛. 藏北高寒草地植物群落物种多样性沿海拔梯度的分布格局. 草业科学, 2011, 28(10): 1845-1850.
- [24] Siefert A, Ravenscroft C, Althoff D, Alvarez - Yépez J C, Carter B E, Glennon K L, Heberling J M, Jo I S, Pontes A, Sauer A, Willis A, Fridley J D. Scale dependence of vegetation - environment relationships: a meta - analysis of multivariate data. Journal of Vegetation Science, 2012, 23(5): 942-951.
- [25] Van Couwenberghe R, Collet C, Lacombe E, Pierrat J C, Gégout J C. Gap partitioning among temperate tree species across a regional soil gradient in windstorm-disturbed forests. Forest Ecology and Management, 2010, 260(1): 146-154.
- [26] 徐广才, 康慕宜, 马敏, 刘全儒, 朱源, 王好, 郭雯雯, 徐丹. 内蒙古大青山哈拉沁流域中游草本植被与环境的关系. 山地学报, 2007, 25(4): 393-399.
- [27] 王景升, 姚帅臣, 普穷, 王志凯, 冯继广. 藏北高原草地群落数量分类与排序. 生态学报, 2016, 36(21): 6889-6896.
- [28] 桂东伟, 雷加强, 曾凡江, 江源, 穆桂金, 杨发相. 中昆仑山北坡策勒河流域生态因素对植物群落的影响. 草业学报, 2010, 19(3): 38-46.
- [29] Leibold M A, Mikkelsen G M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. Oikos, 2002, 97(2): 237-250.
- [30] 沈泽昊, 张新时. 中国亚热带地区植物区系地理成分及其空间格局的数量分析. 植物分类学报, 2000, 38(4): 366-380.
- [31] Braak C J F T, Smilauer P. Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5). Ithaca, NY, USA: Microcomputer Power, 2002.
- [32] Borcard D, Legendre P, Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology, 1992, 73(3): 1045-1055.
- [33] 沈泽昊, 张新时. 三峡大老岭地区森林植被的空间格局分析及其地形解释. 植物学报, 2000, 42(10): 1089-1095.
- [34] Økland R H. On the variation explained by ordination and constrained ordination axes. Journal of Vegetation Science, 1999, 10(1): 131-136.